Linzer biol. Beitr. = Verh. XVIII. SIEEC, Linz 2003	37/1	113-128	25.7.2005

Ein verbessertes Schätzverfahren für Gesamtpopulationsgrößen bei Tagfaltern und anderen Invertebraten

M.A. PFEIFER

Abstract: An advanced method for estimating total population sizes of butterflies and other invertebrates. – During the phenology of most species of butterflies all individuals of a population are never present at the same time. For this reason they are different from many other species frequently analysed by mark-recapture methods. Therefore a method for estimating butterfly populations sizes has to be fitted to this specific demand and an adequate method for estimating total population sizes based on the Jolly-Seber method has been developed.

With the Jolly-Seber method the population size N_i at time of sample i is estimated. Additional estimations are given for the number of new animals B_i joining the population in the interval i to i+1 and which are still alive at time of sample i+1. Also an estimation for the residence time ϕ_i between i and i+1 is delivered by the Jolly-Seber method. Nevertheless, the Jolly-Seber method does not meet the problem of estimating population sizes of species in which not all individuals belonging to a population are present at one point of time, like most butterflies do.

SETTELE et al. (2000) introduced a procedure based on the Jolly-Seber method for estimating the total population size adding all joining individuals over the entire time of the sampling period: $N_{tot} = N_2 + \sum_{i=2}^{k-2} B_i$. But this procedure does not take account for the number of joining individuals between two samples i and i+1 which already have left the population at the time of sample i+1 (either they died or emigrated between samples i and i+1).

Therefore a correction factor for B_i has been established. In the case that individuals joining the population at definite times – e. g. in butterflies hatching at a definite time of the day - B_i has to be adjusted by multiplying with $K1_i = \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * \frac{y}{\phi_i^{\frac{t}{y}}}$. y is the number of days between sample i and i+1; t is the span of time (as a fractional amount of a day) between the definite time when individuals enter the population (e. g. time of hatching) and time of sample i+1.

$K2_i = \frac{-\ln\phi_i}{1-\phi_i}$ is the factor of correction for species, which enter the population

continuous, or for the case that the time is unknown when individuals enter the population.

To minimize the effort for estimating total population size one would like to extent the span of time between samples, but with extending the time span the precision of the estimation will be reduced. Therefore the span of time between samples is always a compromise between precision and expenditure of human work. Nevertheless some rules of tomb should be considered: In small populations and in populations with a low daily residence time the time span between samples should be short.

Key words: Population size estimation, total population size, Jolly-Seber, invertebrates, insects, butterflies.

Einleitung

Populationsgrößen werden weitgehend als momentane Anzahl von Individuen verstanden. Bei Tagfaltern kann die Festlegung auf die momentane Populationsgröße meistens keine Anwendung finden, da zu keinem Zeitpunkt alle Individuen des fliegenden Stadiums (= Falterstadium) während einer Flugperiode gleichzeitig adult sind. Exemplarisch sei die Bläulingsart *Maculinea nausithous* genannt. Sie ist univoltin mit einer Flugzeit regional verschieden beginnend zwischen Mitte Juni und Mitte Juli, welche sich über mehrere Wochen erstreckt. Die mittlere Verweildauer beträgt in den bisher untersuchten Populationen nur 1 bis 5 Tage (PFEIFER et al. 2000). Zu keinem Zeitpunkt sind alle Individuen einer Population gleichzeitig adult. Somit kann mit der Jolly-Seber-Methode nicht direkt die Anzahl der Tagfalterimagines geschätzt werden, die über die gesamte Flugzeit hinweg der Population angehörten.

Bei Tagfaltern interessiert also vielmehr die Anzahl aller Imagines innerhalb einer Flugperiode (SETTELE et al. 2000, MUNGUIRA & MARTIN 1999). Populationsgrößenschätzmethoden sind bisher nicht auf dieses spezifische Problem ausgerichtet. Sie schätzen lediglich momentane Populationsgrößen.

SETTELE et al. (1998; 2000, Corrigenta unter http://www.ufz.de/spb/nat/ settele/ tagfalter. html) nennen eine Methode zur Schätzung der so genannten Gesamtpopulationsgröße. Von BIEDERMANN (1997) wurde dieselbe Methode zur Schätzung von Gesamtpopulationsgrößen an Zikaden angewendet. Diese Methode führt allerdings in nahezu allen Fällen zur Unterschätzung der Populationsgröße, wie nachfolgend erklärt wird. Es werden Korrekturverfahren vorgeschlagen, welche diesen Bias weitgehend kompensieren.

Bisherige Methode zur Gesamtpopulationsgrößenschätzung

Tagfalterpopulationen sind offene Populationen. Als offene Populationen werden Populationen bezeichnet, welche während des Untersuchungszeitraums Zu- und Abgänge aufweisen. Zugänge kommen bei Tagfalterpopulationen durch Einwanderung und frisch geschlüpfte Individuen zustatten. Abgänge aus der Population beruhen auf Emigration und Tod von Individuen.

Größen offener Populationen lassen sich mit Hilfe der Jolly-Seber-Methode (z. B. SEBER

1982, KREBS 1999, SETTELE et al. 2000) schätzen (siehe Tab. 1 für die Erklärung der verwendeten Parameter). Die Methode geht von der Annahme aus, dass die Verweilwahrscheinlichkeiten aller gleichzeitig in der Population anwesender Individuen gleich groß und somit unabhängig von individuellen Faktoren, z. B. dem Alter, sind. Bei Tagfalterarten kann davon ausgegangen werden, dass die Überlebenswahrscheinlichkeiten aller gleichzeitig anwesenden Individuen unabhängig vom Alter sind (PFEIFER et al. 2000). Ebenso muss gelten, dass es keine altersabhängigen Emigrationsraten gibt. Wenn davon nicht ausgegangen werden kann, sollte zumindest eine niedrige Emigrationsrate vorliegen. Eventuell gibt es geschlechtsspezifische Unterschiede in der Verweilwahrscheinlichkeit und in diesem Fall müssen die Geschlechter selbstverständlich getrennt betrachtet werden.

Tab. 1: Bedeutung der Variablen. Bei einem Verlust von Individuen zwischen zwei Fangperioden kann nicht unterschieden werden, ob der Verlust durch Tod oder Abwandern entsteht. Dennoch wird in der Literatur meistens der nicht völlig korrekte Begriff Überlebenswahrscheinlichkeit (=1-Sterbewahrscheinlichkeit) benutzt. Korrekter wäre Verweilwahrscheinlichkeit. Zum Verständnis der Variablen trägt zusätzlich Abb. 1 bei.
Unglücklicherweise wurde als Index von B (der zum Zeitpunkt i+1 geschätzten Anzahl neu zur Population hinzugekommenen Individuen) i in B_i etabliert. Eindeutiger wäre B_{i+1} gewesen.

N_i	Zahl der Individuen in der Population zum Erfassungszeitpunkt i.
N_{Ges}	Gesamtpopulationsgröße.
Φi	Verweil-(Überlebens-)wahrscheinlichkeit zwischen i und (i+1)-ter Erfassung.
Φ_Z	Tagesverweil-(Überlebens-)wahrscheinlichkeit.
B_i	Zwischen i und (i+1)-ter Erfassung neu hinzugekommene Individuen, die zum Zeitpunkt i+1 noch anwesend (lebend) sind.
B_{iGes}	Zwischen i und (i+1)-ter Erfassung neu hinzugekommene Individuen inkl. der bis zum Zeitpunkt i+1 wieder ausgeschiedenen Individuen
y	Anzahl Tage vom Erfassungszeitpunkt i bis zur nächsten Erfassung zum Zeitpunkt i+1.
t	Zeitspanne (Teil eines Tages) zwischen letzten Eintritt (Schlupf) von Individuen vor dem Erfassungszeitpunkt von i+1 und dem Erfassungszeitpunkt i+1 selbst.
B_{Zj}	Anzahl zum Eintrittsereignis (Schlupfzeitpunkt) j zwischen den Erfassungsereignissen i und i+1 neu hinzukommende Tiere.
Φ_{Zj}	Verweil-(Überlebens-)wahrscheinlichkeit zwischen den Eintrittsereignissen j und j+1.

Die Populationsgröße N zum Erfassungszeitpunkt i+1 errechnet sich

$N_{i+1}=N_i \cdot \Phi_i+B_i$ (1)

bzw. errechnet sich die Anzahl zum Erfassungszeitpunkt i+1 neu hinzugekommener Individuen nach

$B_i=N_{i+1}-N_i*\Phi_i$ (2).

Die Methode zur Schätzung von Gesamtpopulationsgrößen nach SETTELE et al. (2000) beruht nun darauf, alle neu hinzugekommenen Individuen B_i aufzuaddieren:

$$N_{Ges} = N_2 + \sum_{i=2}^{k-2} B_i \qquad (3)$$

Die Populationsgröße bei der erste Erfassung und der Zuwachs bei der letzten Erfassung lassen sich mit der Jolly-Seber-Methode nicht berechnen, weswegen diese Randdaten wegfallen und es daher zu einer geringfügigen Unterschätzung der Populationsgröße kommen kann.

Vorrausetzung, um mit der bisherigen Methode nach SETTELE et al. (2000) die Anzahl aller Individuen in einer Flugperiode zu schätzen, ist, dass die zwischen zwei Erfassungszeitpunkten i und i+1 neu hinzukommenden Individuen zum Erfassungszeitpunkt i+1 noch alle anwesend sind, wie nachfolgend erklärt wird.

Kritik an der bisherigen Methode

Angenommen, alle in die Population eintretenden frisch geschlüpften Individuen einer Schmetterlingsart erscheinen zum selben Zeitpunkt. Einwanderung von Individuen spiele nur eine untergeordnete Rolle. Die Aufnahme der Stichprobe für die Schätzung der Tagfalterpopulationsgröße finde direkt im Anschluss an das Eintretungsereignis statt. In diesem Falle sei die Annahme erlaubt, dass zum Erfassungszeitpunkt weitgehend alle frisch geschlüpften und nun in die Population hinzukommenden Individuen anwesend sind und somit in die Stichprobe eingehen können.

Wird somit täglich erfasst, dürften bei dem gerade genannten Beispiel nahezu alle Individuen die Möglichkeit gehabt haben, in die Stichprobe einzugehen.

Wird allerdings nicht täglich erfasst, wird ein Teil der neu in die Population eintretenden Individuen nicht bis zum nächsten Erfassungszeitpunkt überleben und in der Population verbleiben. Ein Teil der zwischen zwei Erfassungszeitpunkten neu hinzukommenden Individuen wird also nie zu einem Erfassungszeitpunkt anwesend sein und kann somit nicht in die Stichprobe eingehen.

In eine Population von Tagfaltern können während der Flugzeit täglich neue Individuen eintreten. Zunächst soll zum leichteren Verständnis der Fall betrachtet werden, dass Individuen zu definierten Zeitpunkten in die Population eintreten und dazwischen Intervalle ohne Zuwachs liegen. Praktisch gesagt, also täglich Individuen zu einer festen Uhrzeit in die Population eintreten und bis zum nächsten Tag keine weiteren Individuen mehr hinzukommen.

Die Zahl B_i der zum Erfassungszeitpunkt i+1 neu hinzukommenden noch in der Population anwesenden Tiere errechnet sich dann folgendermaßen:

$$B_i=((\ldots((B_{Z1}*\Phi_{Z1}+B_{Z2})*\Phi_{Z2}+B_{Z3})*\Phi_{Z3}+\ldots+B_{Zy-1})*\Phi_{Zy-1}+B_{Zy})*\Phi_{Zy} \qquad (4)$$

Wobei Z_1 bis Z_{y-1} die Tage zwischen zwei Erfassungszeitpunkten sind. Z_y ist schließlich der Tag, an dem die (i+1)-te Erfassung stattfindet.

Damit das Berechnungsverfahren zur Gesamtpopulationsgröße nach SETTELE et al. (2000) korrekt ist, müssen alle Individuen, die in der Zeit zwischen i und i+1 neu in die Population eintreten, zum Erfassungszeitpunkt i+1 noch anwesend sein, um in die Stichprobe eingehen zu können. Das ist der Fall, wenn keine Mortalität vorliegt ($\Phi_{Z1}=\Phi_{Z2}=\ldots=\Phi_{Zy-1}=\Phi_{Zy}=1$). Dann gilt: $B_i = \sum_{j=1}^{y} B_{Zj}$.

Auch ist das Berechnungsverfahren bei einer Überlebenswahrscheinlichkeit $\Phi_{Zy}<1$ richtig, wenn nur zum Zeitpunkt des letzten Eintrittsereignis (entspricht hier dem Erfassungszeitpunkt von i+1) Individuen in die Population eintreten (somit $B_{Z1}=B_{Z2}=...=B_{Zy-1}=0$ und nur $B_{Zy}>0$). Zudem muss dieser Zeitpunkt des Eintretens in die Population gleich oder zumindest so zeitnah dem Erfassungszeitpunkt sein, dass Mortalität zwischen Eintreten in die Population und Erfassung vernachlässigt werden kann.

Diese Bedingungen dürften in den seltensten Fällen erfüllt werden. In der Regel werden an allen Tagen Individuen neu in die Population eintreten und an allen Tagen die Verweilwahrscheinlichkeit $\Phi_{Zj}<1$ sein. Dadurch wird ein Teil der zwischen i und i+1 neu hinzukommenden Individuen nicht beim Stichprobenahmeereignis i+1 anwesend sein. Dieser Anteil an Individuen wird durch das Schätzverfahren für Gesamtpopulationsgrößen nach SETTELE et al. (2000) unterschätzt.

Verbesserung des Berechnungsverfahrens

Vereinfachende Annahmen

Es gilt für den Zuwachs B_i zum Erfassungszeitpunkt i+1 folgende Gleichung:

$$B_i=((...((B_{Z1}*\Phi_{Z1}+B_{Z2})*\Phi_{Z2}+B_{Z3})\Phi_{Z3}+...+B_{Zy-1})*\Phi_{Zy-1}+B_{Zy})*\Phi_{Zy} \quad (4)$$

Aber B_{Zj} und Φ_{Zj} für $j\in\{1;2;...y\}$ sind nicht bekannt und Aussagen über B_{Zj} bzw. Φ_{Zj} können nicht direkt getroffen werden. Die vereinfachende Annahme sei daher erlaubt, dass an allen Tagen zwischen i und i+1 die gleiche Anzahl an Falter schlüpfen ($B_{Z1}=B_{Z2}=...=B_{Zy}$) und die Mortalitäts- und Emigrationsraten (Verweilwahrscheinlichkeiten) über alle Tage zwischen i und i+1 gleich bleiben ($\Phi_{Z1}=\Phi_{Z2}=...=\Phi_{Zy}$).

Nachfolgend werden die Zuwachsraten B_{Zj} und Verweilwahrscheinlichkeiten Φ_{Zj} für alle $j\in\{1;2;..;.y\}$ kurz B_Z und Φ_Z genannt, da sie nach der getroffenen Annahme für jedes Eintrittsereignis j den gleichen Betrag haben.

Dann lässt sich Gleichung (4) auch folgendermaßen schreiben:

$$B_i=((...((B_Z*\Phi_Z+B_Z)*\Phi_Z+B_Z)\Phi_Z+...+B_Z)*\Phi_Z)+B_Z)*\Phi_Z \quad (5)$$

Gleichung unter idealen Erfassungsbedingungen

Unter idealen Vorraussetzungen folgt am Tag der Erfassung Z_y der Erfassungszeitpunkt von i+1 unmittelbar auf das Eintreten neuer Individuen in die Population. Unter diesen Vorraussetzungen kann annähernd angenommen werden, dass am Tag y zwischen dem Eintreten neuer Individuen in die Population und der Erfassung keine Mortalität oder Emigration stattfindet. Die Verweilwahrscheinlichkeit beträgt also zwischen dem Eintreten der Individuen in die Population am letzten Tag und der Erfassung 1. Gleichung 5 ist daher für diesen Fall zu verändern:

$$B_i=((...((B_Z*\Phi_Z+B_Z)*\Phi_Z+B_Z)\Phi_Z+...+B_Z)*\Phi_Z)+B_Z \quad (6)$$

Gleichung (6) wird aufgelöst:

$$B_i = B_Z*\phi_Z^{y-1}+B_Z*\phi_Z^{y-2}+...+B_Z*\phi_Z^1+B_Z*\phi_Z^0 \quad (7)$$

und vereinfacht dargestellt:

$$B_i = B_Z * \sum_{j=0}^{y-1} \phi_Z^j \quad (8)$$

Für $\Phi_Z<1$ liegt eine Summenfolge mit folgender Eigenschaft vor (geometrische Reihe):

$$B_i = B_Z * \frac{1-\phi_Z^y}{1-\phi_Z} \quad (9)$$

Da $\Phi_i=\Phi_{Zy}*\Phi_{Zy-1}*..*\Phi_{Z1}$ und angenommen wird $\Phi_{Z1}=\Phi_{Z2}=...=\Phi_{Zy}$, gilt

$$\phi_i = \phi_Z^y \quad (10)$$

bzw. aufgelöst nach Φ_Z:

$$\phi_Z = \phi_i^{\frac{1}{y}} \quad (11)$$

B_Z ist die gesuchte Größe der täglich neu hinzukommenden Individuen und errechnet sich nach Umstellen von Gleichung (9):

$$B_Z = B_i * \frac{1-\phi_Z}{1-\phi_Z^y} \quad (12)$$

Durch Einsetzen von Gleichung (11) ergibt sich:

$$B_Z = B_i * \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} \quad (13)$$

Somit ergibt sich als Anzahl insgesamt zur Population zwischen i und i+1 - also in einer Zeitspanne von y Tagen - neu hinzukommende Individuen:

$B_{i\,Ges}=B_Z*y$ (14)

Die Gleichung nach SETTELE et al. (1998, 2000) ist daher folgendermaßen zu erweitern:

$$B_{iGes} = B_i * \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * y \quad (15)$$

Der Term $\frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * y$ wird nachfolgend Korrekturfaktor Ku_i genannt. Somit gilt

$B_{iGes} = B_i*Ku_i$. (16).

Gleichung unter pessimistischen Erfassungsbedingungen

Unter ungeschicktesten Bedingungen würde die Erfassung genau vor dem Zeitpunkt des Eintretens neuer Individuen in eine Population erfolgen. Die zuletzt neu eingetretenen Individuen würden somit der vollen Mortalität bzw. Emigration unterliegen (Gleichung 5).

Die Zahl der zwischen i und i+1 neu in die Population eingetreten Individuen errechnet sich (analog Gleichung 8) für diesen Fall:

$$B_i = B_Z * ((\sum_{j=0}^{y-1} \phi_Z^j) * \phi_Z) \qquad (17)$$

Und der gesamte Zuwachs an Individuen zwischen i und i+1 schließlich ist:

$$B_{iGes} = B_i * \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * \frac{y}{\phi_i^{\frac{1}{y}}} \qquad (18)$$

Der Term $\frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * \frac{y}{\phi_i^{\frac{1}{y}}}$ wird Korrekturfaktor Ko_i genannt.

Erfassung und Eintritt von Individuen erfolgen in zeitlichem Abstand

In den meisten Fällen wird man aber weder direkt nach noch direkt vor dem letzten Schlupf der Individuen einen Fang-Wiederfang-Durchgang durchführen, sondern der Fang-Wiederfang-Durchgang wird in einem gewissen Abstand t nach dem Schlupfzeitpunkt erfolgen (Abb. 1). Nach dem letzten Schlupf vor dem Fang-Wiederfang-Durchgang wird also auch der Verlust an Individuen bis zum Erfassungszeitpunkt nur den Anteil t an der Überlebenswahrscheinlichkeit Φ_Z betragen, die Individuenzahl also um den Faktor Φ_Z^t, reduziert.

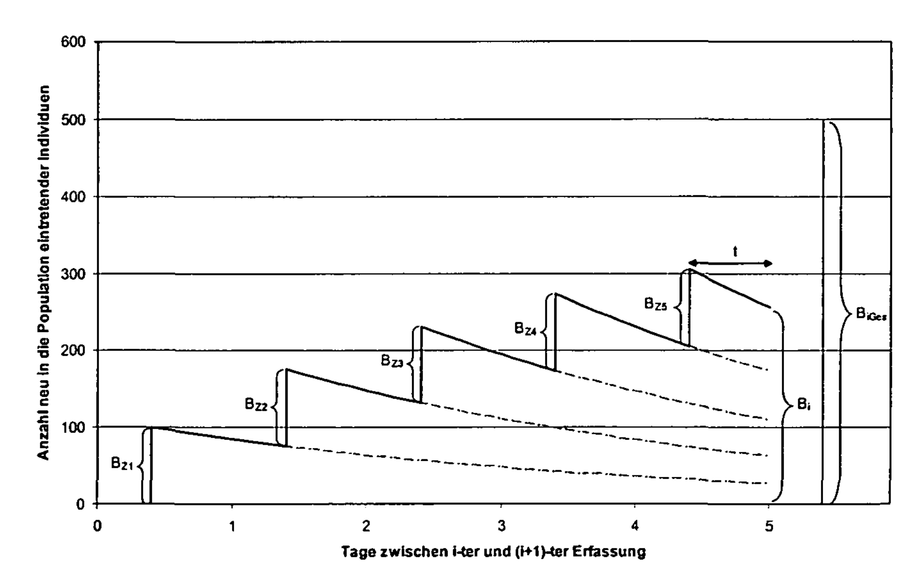


Abb. 1: Die Summe des Zuwachses an Individuen zu den Eintretungsereignissen Z1, Z2, ..,Z5 addieren sich zu dem Gesamtzuwachs B_{iGes} zwischen den zwei Erfassungsereignissen i und i+1 auf. Da aber die neu hinzukommenden Individuen einer Mortalität unterliegen, beträgt die zum Erfassungsereignis i+1 vorgefundene Zahl an Individuen nur noch B_i.

Analog Gleichung 5 ergibt sich:

$B_i=((\ldots((B_Z*\Phi_Z+B_Z)*\Phi_Z+B_Z)*\Phi_Z+\ldots+B_Z)*\Phi_Z)+B_Z)*\Phi_Z^t$ (19)

Die Gleichung wird aufgelöst:

$$B_i = B_Z * ((\sum_{j=0}^{y-1} \phi_Z^j) * \phi_Z^t) \qquad (20)$$

Es errechnet sich: $$B_{iGes} = B_i * \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * \frac{y}{\phi_i^{\frac{t}{y}}} \qquad (21)$$

und $Kl_i = \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * \frac{y}{\phi_i^{\frac{t}{y}}}$ wird spezieller Korrekturfaktor genannt.

Im vorliegenden Fall wird davon ausgegangen, dass sich die Verweilwahrscheinlichkeit nicht im Tagesverlauf ändert. Dies ist eine vereinfachte Annahme, die meistens streng genommen nicht zutreffen wird, denn Emigration findet zu bestimmten Tageszeiten statt und Mortalität wird ebenso zu gewissen Zeiten erhöht sein. In den seltensten Fällen wird indes ein funktioneller Zusammenhang bekannt sein, wie sich die Verweilwahrscheinlichkeit im Tagesverlauf ändert. Daher scheint die Beibehaltung der getroffenen Annahme gerechtfertigt, auch schon dahingehend, um das Berechnungsverfahren nicht über Gebühr zu komplizieren.

Es sei noch darauf hingewiesen, dass bei den zuvor besprochenen optimistischen bzw. pessimistischen Erfassungsbedingungen ($t = 0$ bzw. 1) die Annahme einer im Tagesverlauf konstant bleibenden Verweilwahrscheinlichkeit nicht getroffen werden muss.

Verhalten der Korrekturfaktoren

Somit sind die Korrekturfaktoren unter pessimistischen (Ko_i) und idealen (Ku_i) Bedingungen lediglich Spezialfälle für $t = 1$ bzw. $t = 0$ und stellen die obere und untere Grenze dar, zwischen denen sich Kl_i bewegt (Abb. 2).

Für die Berechnung des Zuwachses zwischen i und i+1 ergeben sich gravierende Unterschiede, von welcher Zeit t zwischen Eintritt von Individuen und Erfassungsdurchgang ausgegangen wird. Besonders kleine Verweilwahrscheinlichkeiten Φ_i wirken sich stark auf die Größe es Korrekturfaktors aus, wie Abb. 2 verdeutlicht. Mit zunehmender Anzahl von Tagen zwischen zwei Erfassungen nähern sich die obere und untere Grenze des Korrekturfaktors an, womit unterschiedliche Zeitspannen t zwischen Eintreten der Individuen in die Population am Tag y nicht mehr zu gravierenden Unterschieden führen.

Wie aber nochmals verdeutlicht wird, führt das unkorrigierte Schätzverfahren nach SETTELE et al. (2000) (sozusagen eine Schätzung mit Korrekturfaktor = 1) selbst unter der optimistischen Annahme, dass alle am Erfassungstag neu hinzugekommenen Individuen in die Stichprobe eingehen können, zu einer Unterschätzung der Gesamtpopulationsgröße, sobald mehr als ein Tag zwischen i und i+1 liegen und $\Phi_i < 1$ ist.

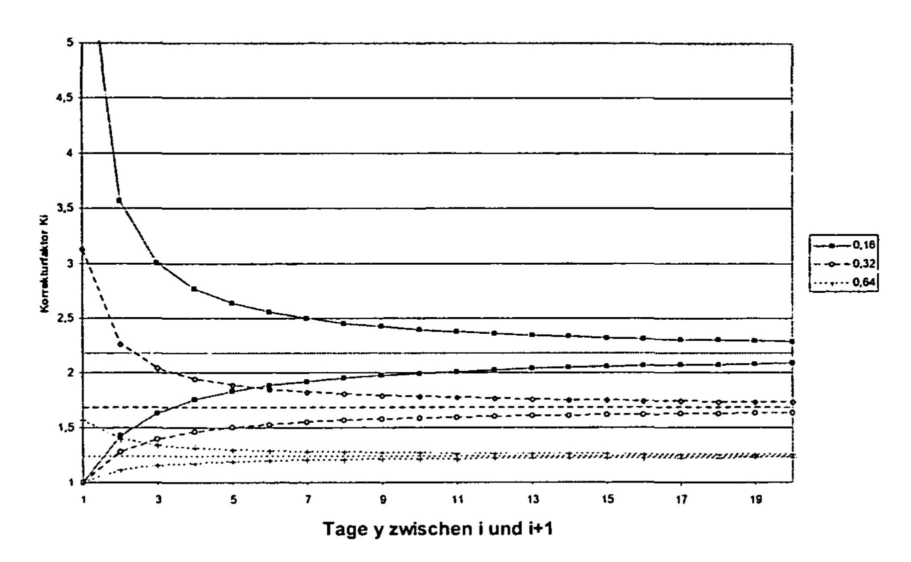


Abb. 2: Untere Grenze Ku_i (jeweils untere Reihe einer Markierung) und obere Grenze Ko_i (jeweils obere Reihe) der Korrekturfaktors $K1_i$ für ausgewählte Überlebenswahrscheinlichkeiten Φi (0,16; 0,32 und 0,64). Die Geraden geben den Korrekturfaktor $K2_i$ an, welcher der Grenzwert von $K1_i$ für $y \rightarrow \infty$ ist.

Allgemeiner Korrekturfaktor

Bei dem oben genannten Korrekturverfahren wurde davon ausgegangen, dass Individuen zu bekannten diskreten Zeitpunkten neu in die Population eintreten.

Was ist aber, wenn sich das Eintreten von Individuen über die gesamt Zeitspanne zwischen zwei Erfassungsereignissen i und i+1 erstreckt? Um ein möglichst einfaches mathematisches Modell zu entwickeln, wird angenommen, dass jedes Eintrittsereignis zu jeder Zeit zwischen i und i+1 mit der gleichen Wahrscheinlichkeit eintreten kann. Können zu jeder Zeit Individuen neu in die Population eintreten, so geht die Zeitspanne zwischen zwei Eintrittsereignissen j und j+1 gegen 0. Das ist das Selbe, wie wenn sich die Zahl der Zeitpunkte y, an denen Individuen in die Population eintreten können, ins Unendliche erhöht. Angewendet auf Gleichung (15) bedeutet dies:

$$B_{iGes} = B_i * \lim_{y \to \infty} \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * y \quad (22)$$

$$B_{iGes} = B_i * \frac{1}{1-\phi_i} * \lim_{y \to \infty} \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{\frac{1}{y}}$$

Es wird die Regel von de l'Hospital (BRONSTEIN et al. 2000)

$\left(\lim\limits_{y\to\infty}\left(\frac{f(x)}{g(x)}\right) = \lim\limits_{y\to\infty}\left(\frac{f'(x)}{g'(x)}\right)\right)$ angewendet. Die Differentiale ergeben sich folgendermaßen:

$$\frac{1}{y}dy = -\frac{1}{y^2} \text{ und } \left(1-\phi_i^{\frac{1}{y}}\right)dy = 0-\phi_i^{\frac{1}{y}}dy = -\frac{-\ln\phi_i * \phi_i^{\frac{1}{y}}}{y^2}.$$

Somit ist $\lim\limits_{y\to\infty}\frac{\left(1-\phi_i^{\frac{1}{y}}\right)dy}{\left(\frac{1}{y}\right)dy} = \lim\limits_{y\to\infty}\frac{-\left(\frac{-\ln\phi_i * \phi_i^{\frac{1}{y}}}{y^2}\right)}{\frac{-1}{y^2}} = \lim\limits_{y\to\infty}\left(-\ln\phi_i * \phi_i^{\frac{1}{y}}\right) = -\ln\phi_i \lim\limits_{y\to\infty}\phi_i^{\frac{1}{y}}$.

Da $\lim\limits_{y\to\infty}(\phi_i^{\frac{1}{y}}) = 1$, bleibt lediglich $-\ln\phi_i$ und Gleichung (22) kann vereinfacht werden zu

$$B_{iGes} = B_i * \frac{-\ln\phi_i}{1-\phi_i} \qquad (23)$$

Wird der Limes aus Gleichung (18) errechnet, führt dies selbstverständlich zum selben Ergebnis.

Hiermit liegt ein Korrekturfaktor $K2_i = \frac{-\ln\phi_i}{1-\phi_i}$ vor, der unabhängig von der Dauer zwischen zwei Erfassungszeitpunkten i und i+1 ist, sondern lediglich von der Verweilwahrscheinlichkeit zwischen diesen beiden Erfassungszeitpunkten abhängt.

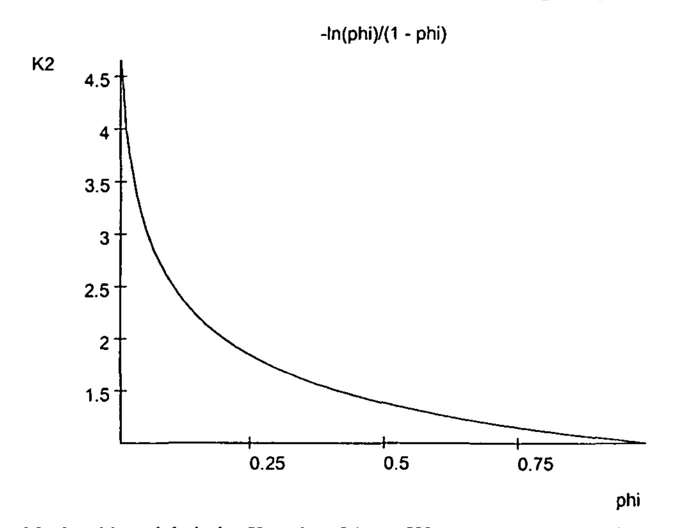


Abb. 3: Abhängigkeit des Korrekturfaktors $K2_i$ von der Verweilwahrscheinlichkeit Φi.

Wie aus Abb. 3 ersichtlich ist, steigt für kleiner werdende Verweilwahrscheinlichkeiten der Korrekturfaktor stark an. Während oberhalb eines $\Phi_i > 0{,}35$ der Graph weitgehend linear abfällt, macht sich unterhalb von $\Phi_i < 0{,}35$ stark der exponentielle Anstieg bemerkbar. Geringfügig verschieden geschätzte Verweilwahrscheinlichkeiten wirken sich unterhalb eines $\Phi_i < 0{,}35$ damit deutlich auf den geschätzten Zuwachs der Populationsgrößen B_i aus und erhöhen daher stark die Unsicherheit der Schätzung. Verweilwahrscheinlichkeiten $\Phi_i < 0{,}35$ sollten deshalb vermieden werden. Durch kürzere Abstände zwischen zwei Erfassungszeitpunkten i und i+1 lässt sich Φ_i größer halten.

Was leisten die Korrekturfaktoren (nicht)?

Die oben vorgestellte Methode berechnet den Zuwachs an Individuen zwischen i und i+1 bei folgenden Annahmen: Zwischen i und i+1 ist der Zuwachs an Individuen und die Verweilwahrscheinlichkeit zu jedem Zeitpunkt bzw. zu jedem diskreten Eintretungsereignis gleich groß. Diese Annahmen werden getroffen, weil zwischen i und i+1 keine besseren Aussagen über B_{Zj} und Φ_{ij} möglich sind. Tatsächlich variieren aber B_{Zj} und Φ_{Zj} zwischen zwei Erfassungsereignissen.

B_i ist lediglich das Ergebnis aus $((..((B_{Z1}*\Phi_{Z1}+B_{Z2})*\Phi_{Z2}+B_{Z3})\Phi_{Z3}+... +B_{Zy-1})*\Phi_{Zy1})+B_{Zy})*\Phi_i$. War B_{Zj} anfangs höher, liefert die Gleichung für B_i einen niedrigeren Wert als wenn B_{Zj} zu einem späteren Zeitpunkt höher war, selbst wenn Φ_{Zj} zu allen Zeitpunkten konstant war und $B_{iGes} = \sum_{j=1}^{y} B_{Zj}$ in beiden Fällen gleich groß war. Φ_i schließlich ist $\prod_{j=1}^{y} \phi_{Zj}$. War beispielsweise Φ_{Zj} anfangs höher und später niedriger, so ergibt sich für B_i ein höherer Wert, als wenn umgekehrt Φ_{Zj} anfangs niedriger und später höher war, selbst wenn B_{zj} unverändert blieb. In beiden Fällen aber ist Φ_i gleich groß. Es gibt viele Möglichkeiten B_{zj} und Φ_{Zj} zu variieren und dabei zu gleichen B_i und Φ_i zu gelangen. Dadurch stellt sich ein bisher noch nicht gelöstes Problem, Konfidenzintervalle für die Schätzung der Gesamtpopulationsgröße angeben zu können.

Die Konfidenzintervalle nach SETTELE et al. (2000) für Gesamtpopulationsgrößen beruhen auf der Annahme, dass $B_i = B_{iBes}$ (also neu zwischen i und i+1 hinzukommende Individuen keiner Mortalität unterliegen) und berücksichtigen nicht oben genannte Unsicherheiten. Diese Konfidenzintervalle für Gesamtpopulationsgrößen sind daher zu eng. Sie können zumindest aber solange eine Orientierungshilfe sein, bis ein besseres Verfahren zu Abschätzung der Konfidenzintervalle von Gesamtpopulationsgrößen entwickelt worden ist.

Die unkorrigierte Schätzung der Gesamtpopulationsgröße nach SETTELE et al. (2000) führt zwangsläufig zu einer Unterschätzung des Zuwachses B_{iGes}. Mit Hilfe des speziellen oder des allgemeinen Korrekturfaktors ist die Berechnung eines verbesserten Schätzwertes des Zuwachses und somit der Gesamtpopulationsgröße möglich. Die Korrekturfaktoren vermögen also lediglich den dem bisherigen Verfahren anhaftenden Bias, der zwangsläufig zu einer Unterschätzung der Populationsgröße führt, zu verkleinern. Die Konfidenzintervalle selbst jedoch lassen sich nicht enger fassen. Die vorgestellten

Methoden erlauben also eine akkuratere Schätzung, während aber die Präzision nicht erhöht wird.

Empfehlungen zur Durchführung einer Gesamtpopulationsgrößenschätzung

Die Präzision von Schätzungen von Tagespopulationsgrößen steigert sich mit zunehmender Intensität (zunehmendem Anteil markierter und wieder gefangener Tiere) einer Fang-Wiederfang-Studie. Die Schätzungen von Gesamtpopulationsgrößen verbessern sich mit zunehmender Häufigkeit von Erfassungen. Mit anderen Worten ausgedrückt, die Schätzung verbessert sich, indem man die Verweilwahrscheinlichkeit Φ_i zwischen i und i+1 erhöht, was durch kürzere Abstände zwischen zwei Erfassungsdurchgängen realisiert wird.

Dem Wunsch nach höherer Präzision steht der damit verbundene höhere Arbeitsaufwand entgegen. Daher muss ein Kompromiss zwischen Anzahl und Intensität der Begehungen und Präzision geschlossen werden.

Bei der Planung und Durchführung einer Gesamtpopulationsgrößenschätzung sollten folgende Punkte bedacht werden:

Erwartete Verweilwahrscheinlichkeit Φ_i

Wie Abb. 3 zeigt, bedarf es mit sinkender Verweilwahrscheinlichkeit zwischen i und i+1 einer ungefähr potentiell ansteigenden Korrektur bei der Berechnung des Zuwachses. Unterhalb einer Verweilwahrscheinlichkeit von 0,35 zwischen i und i+1 verlässt der Graph der Funktion von $K2_i$ den annähernd linearen Bereich. Bei kleineren Φ_i führt eine nur geringfügige Unsicherheit in der Schätzung der Verweilwahrscheinlichkeit – wie sie immer auftritt - zu einer relativ großen Unsicherheit in der Größe des Korrekturfaktors und somit in der Größe des Zuwachses B_{iGes}. Soll eine Minimierung des Arbeitsaufwandes angestrebt werden, so sollte trotzdem Φ_i nicht kleiner als 0,35 angestrebt werden.

Für Populationen, bei denen eine altersunabhängige Mortalität gleichzeitig anwesender Individuen vorliegt, was bei Populationen von Tagfalterarten meistens der Fall sein dürfte, gilt folgender Zusammenhang (PFEIFER et al. 2000)

$$\phi_i = \phi_z^y \quad (24)$$

Kenn man die ungefähre Tagesverweilwahrscheinlichkeit Φ_z der untersuchten Art, so lässt sich die Anzahl an Tagen, die bei vorgegebenem Φ_i zwischen zwei Erfassungen liegen, errechnet:

$$y = \frac{\ln \phi_i}{\ln \phi_z} \qquad (25)$$

Wird wert auf eine präzisere Schätzung der Gesamtpopulationsgröße gelegt werden, so muss selbstverständlich ein hoher Wert für Φ_i vorgegeben werden.

Erwartete Tagespopulationsgröße

Allerdings sollte ein Φ_i von 0,35 nur bei sehr großen Tagespopulationen und eines

relativen hohen Anteils markierter Individuen angestrebt werden, da man sonst in Gefahr läuft aufgrund von Stochastizität zwischen zwei Erfassungen nur wenige Wiederfänge zu erzielen und die Konfidenzintervalle der Jolly-Seber-Schätzung sehr breit werden.

Ebenfalls ist erst bei sehr großen Populationen gegeben, dass aus theoretischen Überlegungen angenommen werden kann, dass der relative Zuwachs an Individuen über mehrere Tage als konstant angesehen werden kann (Gesetz der großen Zahl). D. h., der Einfluss der Stochastizität wirkt sich bei sehr kleinen Populationen sehr viel stärker auf die Schwankung der Anzahl täglich neu hinzukommender Individuen aus.

Bei kleinen Populationen oder wenn der Anteil markierter Tiere gering ist, sollte daher eine viel höhere Verweilwahrscheinlichkeit zwischen zwei Begehungen angestrebt werden, indem die Begehungen in kürzeren Abständen aufeinander folgen.

Konstanz des Zuwachses B_z zwischen i und i+1

Die vorgestellte Methode basiert auf der Annahme eines konstanten Zuwachses zwischen i und i+1. Die Präzision einer Schätzung hängt wesentlich davon ab, wie konstant der tägliche Zuwachs an Individuen erfolgte. In der Regel wird der Zuwachs nicht konstant über eine längere Zeit erfolgen. Die Schlupfrate an Tagfaltern könnte z. B. witterungsbeeinflusst schwanken. Oder zu Beginn ist zunächst ein starker Anstieg des Zuwachses zu erwarten. Durch flexible Wahl der Abstände zwischen i und i+1 sollten die Abschnitte zwischen den Begehungen so gewählt werden, dass die Zuwächse B_z zwischen zwei Erfassungszeitpunkten i und i+1 als annähern konstant angenommen werden können.

Konstanz der Verweilwahrscheinlichkeit Φ_z

Unter Umständen können während der Flugzeit drastische Änderungen in der Verweilwahrscheinlichkeit auftreten. Beispielsweise könnte sie sich aufgrund eines Kälteeinbruchs oder einer Regenperiode erniedrigen. Sind solche Effekte bekannt oder zu erwarten, können sie bei der praktischen Durchführung der Gesamtpopulationsgrößenschätzung berücksichtigt werden. Es sollte nach Möglichkeit vermieden werden, dass sich innerhalb eines Intervalls Φ_{zi} stark verändern. Dies kann geschehen, indem während der Durchführung einer Gesamtpopulationsgrößenschätzung prognostiziert wird (z. Bsp. mit Hilfe von Wetterprognosen), ob sich der Parameter Φ_{zi} während eines geplanten Intervalls (vorgesehene Zeit zwischen i und i+1) voraussichtlich ändern wird. Ist dies der Fall, sollte nach Möglichkeit die Intervalllänge geändert, in der Regel verkürzt werden.

Begehung möglichst zeitnah nach dem Schlupf

Treten Individuen zu bestimmten Zeitpunkten in die Population ein, wird der Korrekturfaktor $K1_i$ angewendet. Findet die Erfassungsbegehung nicht unmittelbar vor oder nach dem Schlupf statt, findet bei der Berechnung des Korrekturfaktors der Zeitabstand t Eingang in die Formel. Dabei wird von der Annahme ausgegangen, dass die Verweilwahrscheinlichkeit sich innerhalb eines Tages nicht ändert. Diese Annahme wird jedoch unter Freilandbedingungen mehr oder weniger stark verletzt. Wenn es daher möglich ist, sollte eine Begehung möglichst zeitnah zu dem Eintreten von Individuen in die Popula-

tion erfolgen, da dann der Einfluss im Tagesverlauf schwankender Verweilwahrscheinlichkeiten gering ist. Die Nähe zum Eintrittszeitpunkt sollte zudem nach diesem gewählt werden, da zu diesem Zeitpunkt die Anzahl anwesender, neu in die Population eingetretener Individuen am Größten sein wird.

Begehungen am Anfang und Ende der Flugzeit

Eine Schätzung nach Jolly-Seber ist aus methodischen Gründen erst ab der zweiten Begehung möglich. (Gleichung 3). Ebenso geht der bei der letzten Begehung erfolgte Zuwachs nicht mehr in die Schätzung ein. Wenn die Gesamtpopulationsgröße über eine ganze Flugzeit hinweg ermittelt werden soll, dürfte letzteres Problem in den meisten Fällen weniger Bedeutung haben, denn zum Ende eine Flugperiode kommen höchstens noch wenige Individuen hinzu. Zum Beginn einer Phänologie kann aber bei den ersten Begehungen bereits eine bedeutende Tagespopulationsgröße vorliegen, die zudem einen starken Zuwachs erfährt (PFEIFER et al. 2000). Um den Startwert N_2 zu Beginn einer Gesamtpopulationsgrößenschätzung möglichst frühzeitig berechnen zu können, ist es ratsam, die erste und zweite Begehung möglichst kurz hintereinander durchzuführen. Eventuell ist dies durch zwei Begehungen an einem Tag zu verwirklichen. Vorraussetzung ist allerdings, dass die bei der ersten Begehung markierten Tiere sich bis zur zweiten Begehung gut unter die unmarkierten Tiere gemischt haben.

Berechnung der Gesamtpopulationsgröße

Zunächst werden die erforderlichen Parameter zu den Erfassungszeitpunkten mit Hilfe eines Software-Programms, welche Berechnungen mit der Jolly-Seber-Methode durchzuführen ermöglicht (zum Beispiel Krebswin (KREBS 1998)), geschätzt. Man erhält die Größen N_2 und B_i und Φ_i zu den Erfassungszeitpunkten. Wird davon ausgegangen, dass Individuen zu konkreten Zeitpunkten in die Population eintreten, werden mit Hilfe der Tage y_i zwischen zwei Erfassungszeitpunkten, den Zeiten t_i zwischen dem letzten Eintretungsereignis von Individuen vor einer Erfassung und den Verweilwahrscheinlichkeiten Φ_i die Korrekturfaktoren $K1_i$ berechnet. Erfolgt der Eintritt von Individuen mehr oder weniger kontinuierlich, werden zur Berechnung der Korrekturfaktoren $K2_i$ lediglich die Verweilwahrscheinlichkeiten Φ_i benötigt. Die korrigierten Zuwächse B_{iGes} werden durch Multiplikation von B_i mit $K1_i$ bzw. $K2_i$ berechnet. Die Gesamtpopulationsgröße wird mit der Formel $N_{Ges} = N_2 + \sum_{i=2}^{k-2} B_{iGes}$ berechnet.

Ausblick

Die vorgestellte Methode zur Berechnung einer Gesamtpopulationsgröße ist eine Verbesserung der Methode nach SETTELE et al. (2000), indem sie berücksichtigt, dass zwischen zwei Erfassungsperioden neu hinzukommende Individuen ebenso wie der Rest der Population einer Mortalität unterliegen. Die vorgestellte Methode selbst ist aber ebenfalls noch weiter verbesserungsfähig. Absehbare Verbesserungen wären:

- Eine verbesserte Methode zur Berechnung von Konfidenzintervallen, die berücksichtigt, dass der Zuwachs B_{zj} an den einzelnen Eintretungsereignissen zwischen i und i+1 nicht konstant erfolgt, sondern stochastischen Prozessen unterliegt.
- Berücksichtigung, dass der Zuwachs B_{zj} an den einzelnen Eintretungsereignissen zwischen i und i+1 nicht konstant bleibt, sondern einer Funktion folgt, die im Nachhinein aus der Verlauf der festgestellten Zuwächse zwischen den Erfassungsereignissen erstellt wird.

Zusammenfassung

Bei den meisten Tagfalterarten sind während ihrer Phänologie niemals alle Individuen einer Population gleichzeitig anwesend. Darin unterscheiden sie sich von vielen sonst mit Fang-Wiederfang-Methoden analysierten Tierarten. Die Schätzung einer Gesamtpopulationsgröße bei Tagfaltern stellt daher besondere methodische Anforderungen.

Eine geeignete Schätzmethode für Gesamtpopulationsgrößen wird ausgehend von der Jolly-Seber-Methode entwickelt. Mit Hilfe der Jolly-Seber-Methode lässt sich die Populationsgröße N_i zum Zeitpunkt der Datenerhebung schätzen. Außerdem wird der Individuenzuwachs B_i am nächsten Erfassungszeitpunkt i+1 und die Verweil(~Überlebens)-Wahrscheinlichkeit Φ_i zwischen i und i+1 geschätzt. SETTELE et al. (2000) stellten folgendes Berechnungsverfahren für Gesamtpopulationsgrößen auf: $N_{Ges} = N_2 + \sum_{i=2}^{k-2} B_i$. Es werden also alle Zuwächse über den gesamten Erfassungszeitraum aufsummiert. Diese Berechnungsverfahren berücksichtigt aber nicht, dass zwischen zwei Erfassungszeitpunkten i und i+1 neu hinzukommende Individuen selbst auch einer Mortalität unterliegen oder aus der Population emigrieren. Dadurch unterschätzt die Berechnung nach SETTELE et al. (2000) die Gesamtpopulationsgröße um die zwischen i und i+1 zwar in die Population eingetretenen aber auch wieder verloren gegangenen Individuen.

In dieser Arbeit wurden daher Korrekturfaktoren für B_i entwickelt.

Für den Fall, dass Individuen zu festen Zeitpunkten in die Population eintreten – etwa bei Tagfalterarten, die zu festgelegten Zeiten Schlüpfen - und dazwischen Intervalle ohne Eintritt von Individuen liegen, kann die Schätzung mit Hilfe des speziellen Korrekturfaktors $K1_i = \frac{1-\phi_i^{\frac{1}{y}}}{1-\phi_i} * \frac{y}{\phi_i^{\frac{t}{y}}}$ verbessert werden. Wobei y ist die Anzahl an Tagen zwischen i und i+1 ist und t die Zeitspanne (in Bruchteil eines Tages) zwischen Schlupf und Erfassungsdurchgang.

$K2_i = \frac{-\ln \phi_i}{1-\phi_i}$ ist der Korrekturfaktor für Arten, die jederzeit in die Population eintreten können. Er sollte auch in den Fällen herangezogen werden, bei denen der Zeitpunkt des Eintretens neuer Individuen nicht bekannt ist.

Der zeitliche Abstand zwischen Begehungen stellt ein Kompromiss dar zwischen dem Wunsch nach hoher Präzision der Schätzung und dem Wunsch den Arbeitsaufwand, d. h. die Anzahl der Begehungen während einer Flugperiode, möglichst gering zu halten. Bei einer kleinen Überlebenswahrscheinlichkeit der untersuchten Art darf der Abstand zwischen zwei Begehungen nur kurz sein, ebenso wenn die Schätzung präzis sein soll. Außerdem ist die zu erwartende Tagespopulationsgröße zu berücksichtigen. Ist diese klein, so ist ebenfalls der Abstand zwischen zwei Begehungen kurz zu halten.

Danksagung

Die Arbeit wurde teilweise finanziell mit Mittel der Projekte MOSAIK (BMBF Förderkennzeichen 01 LN 0007) und MACMAN (EU Förderungskennzeichen EVK2-CT-2001-00126) unterstützt.

Literatur

BIEDERMANN R. (1997): Populationsökologische Untersuchungen an Zikaden (Homoptera, Auchenorrhyncha): zum Einfluss von Habitatqualität, Habitatgröße und Isolation auf das Vorkommen und Überleben von Populationen. — Dissertation, Mainz.

BRONSTEIN I.N.; SEMENDJAJEW K.A. MUSIOL G. & H. MÜHLIG (2000): Taschenbuch der Mathematik. 5. Aufl. — Verlag Harry Deutsch, Frankfurt.

KREBS C.J. (1999): Ecological methodology. 2. Auflage. — Benjamin/Cummings, Menlo Park.

KREBS C.J. (1998): Krebs Ecological Methodology for Windows (version 0.93 - 21 February 1998). — (Programm Krebswin). Frei verfügbar über: http://www.biology.ualberta.ca/jbrzusto/krebswin.html

MUNGUIRA M.L. & J. MARTÍN (1999): Action plan for Maculinea butterflies in Europe. — Nature and Environment, No. 97, Council of Europe Publishing, Straßburg.

PFEIFER M.A., ANDRICK U.R., FREY W. & J. SETTELE (2000): On the ethology and ecology of a small and isolated population of the Dusky Large Blue butterfly *Glaucopsyche* (*Maculinea*) *nausithous* (Lycaenidae). — Nota Lepidopterologica **23**: 147-172.

SEBER G.F.A. (1982): The estimation of animal abundance and related parameters. — 2. Auflage. Charles Griffin, London.

SETTELE J., FELDMANN R., HENLE K., KOCKELKE K. & H.-J. POETHKE (1998): Populationsgrößenschätzung bei Tieren. Ausgewählte Verfahren für den Einsatz in Populationsökologie und Naturschutz. — Naturschutz und Landschaftsplanung **30** (6): 174-181.

SETTELE J., FELDMANN R., HENLE K., KOCKELKE K. & H.-J. POETHKE (2000). Methoden der quantitativen Erfassung von Tagfaltern. — In: SETTELE J., FELDMANN R. & R. REINHARDT (Hrsg), Die Tagfalter Deutschlands. Ulmer, Stuttgart: 144-185.

Anschrift des Verfassers: Manfred Alban PFEIFER
Bahnhofplatz 5
D-67240 Bobenheim-Roxheim, Deutschland
E-Mail: alban.pfeifer@web.de